

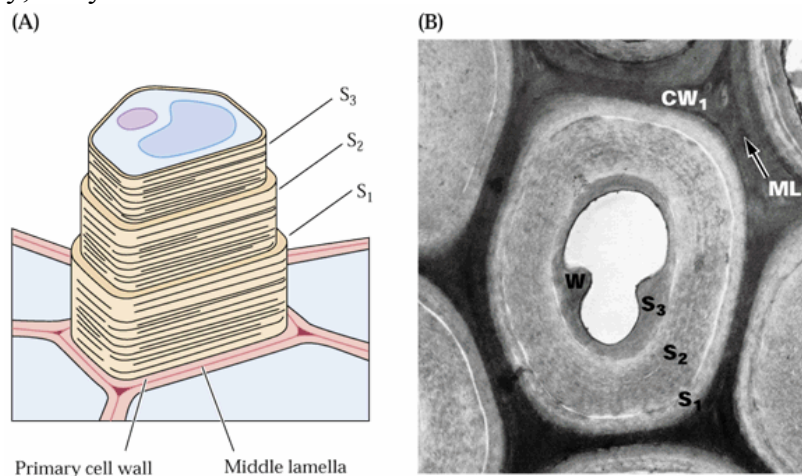
BUNĚČNÁ STĚNA

doplňkový text k přednáškám z Anatomii rostlin

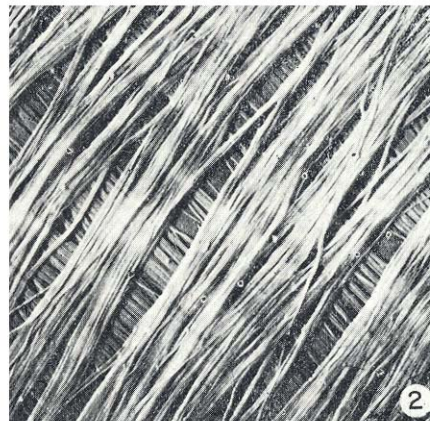
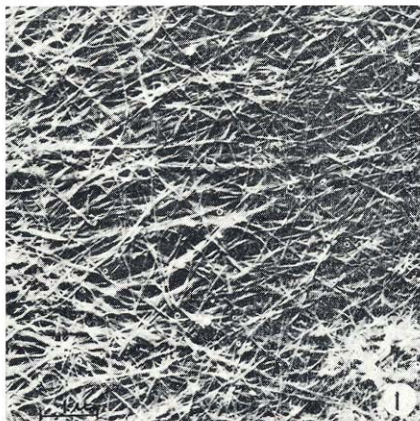
David Reňák

Funkce: strukturální a mechanická opora buňky, udržování tvaru, usměrňování buněčného dělení a celkové architektury rostliny, zásoba uhlohydrátů, ochrana před vnějším prostředím.

Struktura: možno rozlišit několik vrstev buněčné stěny ukládaných postupně směrem dovnitř buňky v tomto pořadí: střední lamela, primární buněčná stěna a sekundární buněčná stěna – pokud buňka druhotně tloustne. **Střední lamela** tvoří pektinovou mezivrstvu mezi buňkami, je snadno hydrolyzovatelná (princip macerace - rozvolnění rostlinných pletiv ve vodě např. při máčení lnu nebo enzymaticky – moučnatění jablek). **Primární buněčná stěna** je tvořena celulózou (krystaloidní organizace do mikrofibril), která leží v amorfni matrix hemicelulóz a pektinů. Mikrofibrily jsou v ploše buněčné stěny uspořádány nepravidelně a tvoří síťovitou strukturu. Primární buněčná stěna je základní a nejčastější formou stěny buněk (takovéto buňky tvoří základní pletivo **parenchym** – s tenkou buněčnou stěnou), primární stěna může nepravidelně tloustnou (základní pletivo **kolenchym** - buňky si zachovávají živý obsah), čímž propůjčuje takovému pletivu zvláštní mechanické vlastnosti (plasticitu), vyskytuje se zejména u dvouděložných rostlin v periferních částech stonku a řapíku. Zároveň může sloužit jako zásoba uhlohydrátů (endosperm *Phoenix*, *Coffea* – během klíčení semene dochází ke spotřebě materiálu a ztenčování buněčné stěny). Méně často dochází k **lignifikaci** (dřevnatění) tj. **impregnaci** primární buněčné stěny ligninem (epidermis cykasů, jehličnanů, *Laurus nobilis*, *Quercus ilex* apod.). Primární buněčná stěna roste do plochy **intususcepce** tj. vmezeřením dalšího stavebního materiálu. **Sekundární buněčná stěna** je tvořena hlavně celulózou (větší podíl než u primární buněčné stěny, téměř chybí pektiny a glykoproteiny - kromě extenzinu) a je vrstevnatá, mikrofibrily celulózy leží paralelně vedle sebe v rámci jedné vrstvy, v další vrstvě jsou mikrofibrily pod jiným úhlem. Sekundární buněčná stěna roste především do tloušťky tzv. **apozice** – přikládáním dalších vrstev materiálu **centripetálně**, směrem dovnitř. Lumen buňky se tak může značně zmenšit až úplně zaniknout. Sekundární buněčná stěna zpravidla dřevnatí, podíl ligninu může tvořit 15-35% sušiny buněčné stěny, k ještě výraznější lignifikaci dochází však ve středních lamelách. Buňky s lignifikovanou sekundární buněčnou stěnou postupně ztrácejí živý obsah (tvoří základní pletivo **sklerenchym**) a jsou velmi pevné (sklereidy, sklerenchymatická vlákna, tracheidy, cévní elementy). U některých rostlin dochází k **inkrustaci** tj. ukládání minerálních látek do struktury buněčné stěny, např. CaCO_3 nebo SiO_4 – přesličky, trávy.



(A) Schéma struktury buněčné stěny – střední lamela, primární stěna, S_1 - S_3 vrstvy sekundární stěny; (B) mikrofotografie příčného řezu buněčnou stěnou, ML – střední lamela, CW_1 – primární buněčná stěna, S_1 - S_3 vrstvy sekundární stěny.



(1) *Struktura primární buněčné stěny, nepravidelné ložení celulózních mikrofibril; (2) struktura sekundární buněčné stěny, paralelní uspořádání celulózních mikrofibril v jednotlivých vrstvách.*

Celulóza

Složení: Celulóza je nevětvený polymer 2.000 až 25.000 D-glukosových monomerů vázaných **$\beta(1-4)$** glykosidickými vazbami (srovnej škrob s $\alpha(1-4)$ vazbami, jež jej činí pro nás stravitelným). 36 celulózních řetězců spojených vodíkovými můstky vytváří **mikrofibrilu** o tloušťce 20-30 nm, která je základní stavební jednotkou celulózní buněčné stěny. Tento polymer je značně odolný k chemické a biologické degradaci (enzymaticky je štěpena celulasami bakterií a dřevokazných hub).

Výskyt: primární a sekundární buněčná stěna, proporcčně je více zastoupená v sekundární buněčné stěně.

Funkce: mechanická a strukturní, základní komponent buněčné stěny.

Kalóza

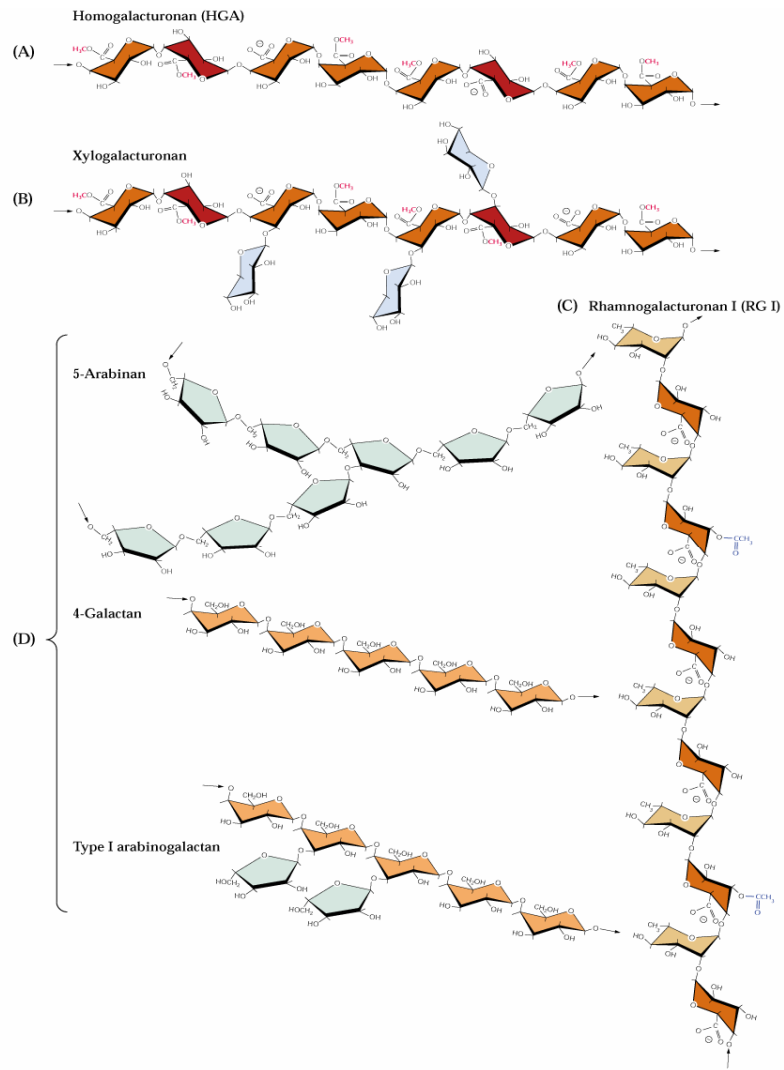
Složení: nevětvený polymer strukturně podobný celulóze, ale s jinou glykosidickou vazbou **$\beta(1-3)$** D-glukanů, kalóza tvoří helikální duplexy nebo triplexy.

Výskyt: kalóza se nachází ve specializovaných buňkách a ve specifických stádiích vývoje buněčné stěny, hojně se vyskytuje v sítkovicích na sítku a v pylových láčkách, kde tvoří vnitřní část buněčné stěny (stěna pylové láčky je třívrstevná: vnější pektinová vrstva, střední celulózní a vnitřní kalózová vrstva).

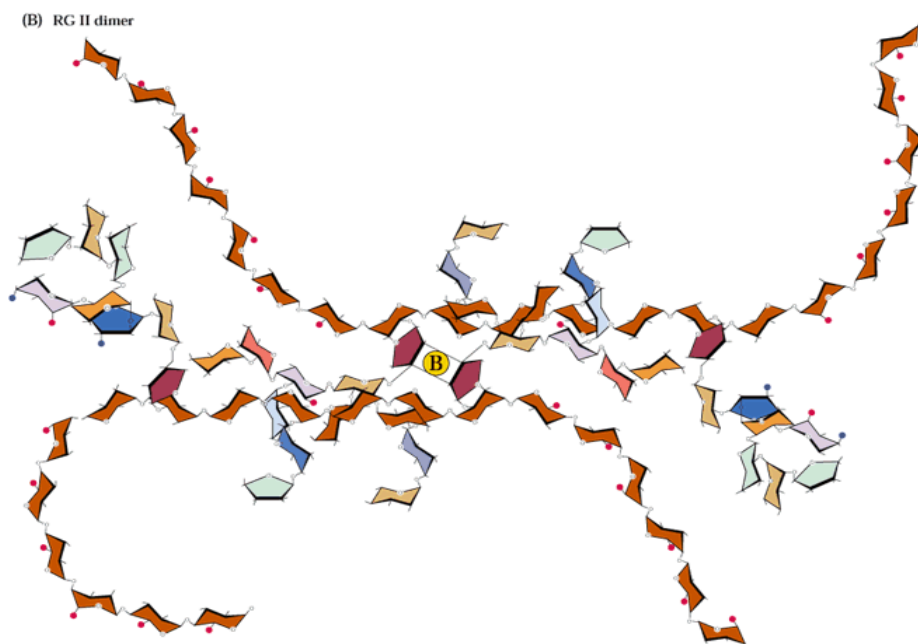
Funkce: v sítkovicích reguluje porozitu sítěk a tím průchodnost sítkovic, která se liší v různých stádiích vývoje floému, v pylových láčkách tvoří též vnitřní příčné zátky, které oddělují cytoplasmu v apikální části buňky od zbylé prázdné trubice pylové láčky, vyskytuje se v poškozených buněčných stěnách po zranění pletiv a účastní se tvorby mladé buněčné přepážky (fragmoplastu) během dělení buněk.

Hemicelulózy

Složení: směs větvených polysacharidů rozmanitého složení, kromě D-glukosy obsahují další sacharidy z řad hexos (D-mannosa, D-galaktosa, D-fukosa) i pentos (D-xylosa, L-arabiosa). Jedná se zejména o **xyloglukany** (XyGs) – hlavní řetězec $\beta(1-4)$ -D-glukan s α -D-xylyny v postraních vazbách a **glukuronoarabinoxylany** (GAX) – hlavní řetězec je polymerem xylosových zbytků s arabinosami v postraních vazbách. XyGs jsou hlavní kroslinkující glykany v primárních buněčných stěnách (**typu I**) všech dvouděložných a části



(A) – homogalakturonan, HGA; (B) – xylogalakturonan; (C,D) – rhamnogalakturonan I, RG I s postranými větvemi.



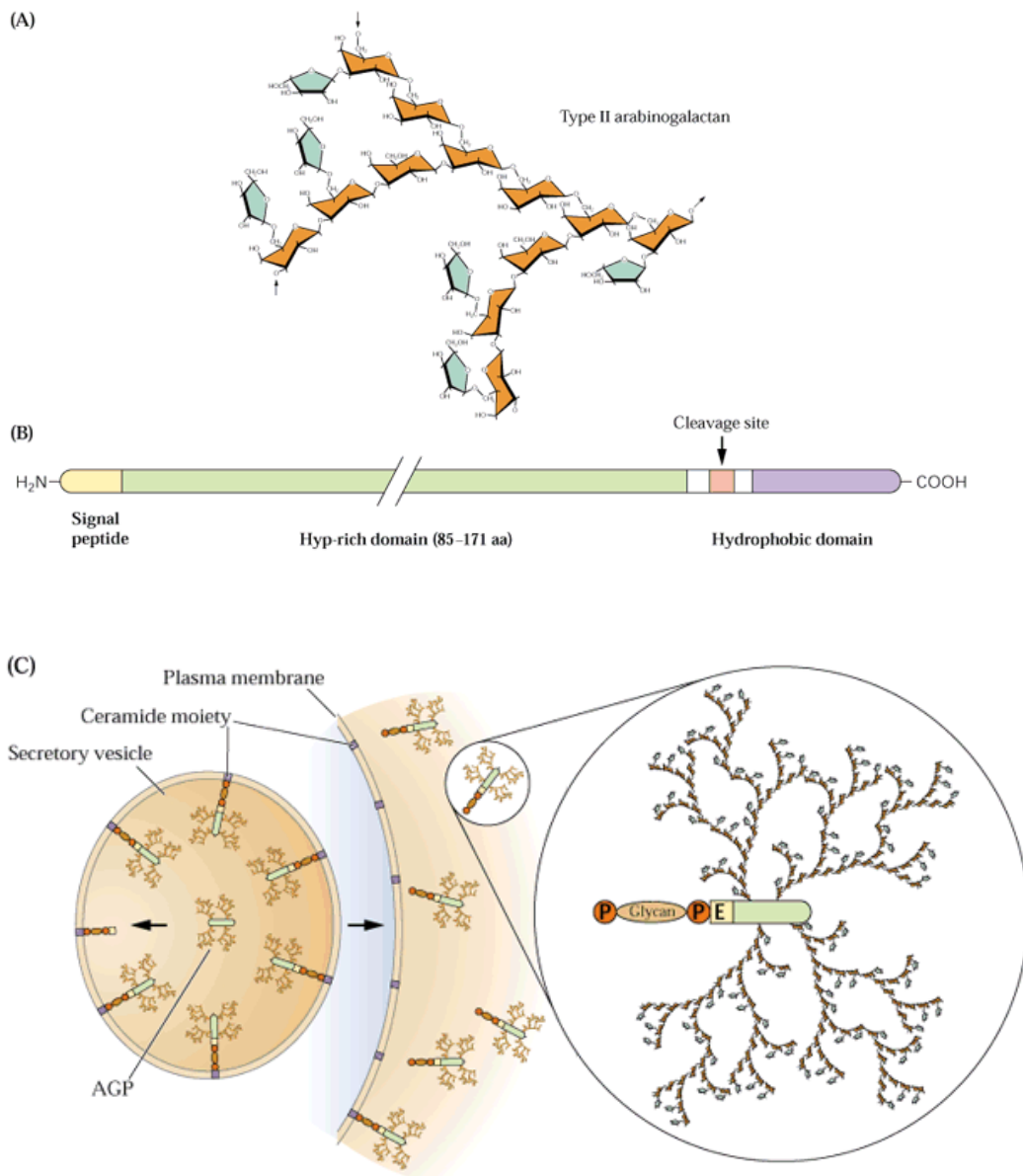
Dimer rhamnogalakturonanu II, RG II.

Proteiny

Složení: Nejčastějšími složkami stěnových bílkovin jsou: **HRGPs** – hydroxyproline-rich glycoproteins (nejrozšířenější z této skupiny je **extensis**), **PRPs** – proline-rich proteins, **GRPs** – glycine-rich proteins, **AGPs** – arabinogalactan proteins, jejich sacharidová složka tvoří až 95%, proto systematicky patří k proteoglykanům. Exprese proteinů buněčné stěny je vývojově regulována, je pletivově i druhově specifická.

Výskyt: Bílkoviny tvoří nepostradatelnou složku buněčné stěny, jedná se o enzymy i strukturální proteiny, tvoří kolem 5-10% sušiny buněčné stěny.

Funkce: katalytická, strukturální, signální (při porušení integrity buněčné stěny se uvolňují do cytoplasmy a spouští signální kaskádu) a vazebná (ukotvení cytoplazmatických složek k buněčné stěně, např. cytoskelet).



Arabinogalaktanové proteiny AGPs, (A) – glykanová složka, arabinogalaktan, (B) proteinová složka. (C) sekrece arabinogalaktanových proteinů ve vezikulech do buněčné stěny, exocytóza.

Lignin

Složení: složitý a bohatě větvený polymer **fenylpropanových derivátů** (kumaryl alkohol, koniferyl alkohol a sinapyl alkohol). U nahosemenných je větší zastoupení koniferyl alkoholu zejména v sekundární buněčné stěně, méně pak p-kumaryl alkoholu – ve středních lamelách. U krytosemenných je lignin tvořen stejným dílem koniferyl a sinapyl alkoholu. Lignin u bylin je tvořen navíc i hydroxyskořicovou kyselinou. Monomery ligninu jsou enzymaticky syntetizovány v cytosolu, kde dochází k jejich oxidaci prostřednictvím (per)oxidas za vzniku fenoxyl radikálů, a jsou transportovány do buněčné stěny, kde dochází k jejich **radikálové reakci** – polymeraci. Nejedná se o enzymatickou polymeraci. Pro začátek polymerace se předpokládá účast některých stěnových bílkovin, jejichž aromatické aminokyseliny (fenylalanin), by mohly sloužit jako nukleační jádro polymerace ligninu.

Výskyt: zdřevnatělé sekundární buněčné stěny a střední lamely (xylem, Caspariho proužky, sklereidy, sklerenchymatická vlákna), výjimečně mohou dřevnatět i primární buněčné stěny (epidermis cykasů, jehličnanů, tvrdolistých listnatých dřevin), tvoří 15-35% sušiny dřeva (celulosa 40%, hemicelulosa 30%), u jehličnanů až 50%, po celulóse je lignin druhý nejrozšířenější přírodní polymer na Zemi.

Funkce: mechanická (buněčnou stěnu výrazně ztvrzuje), izolační (zdřevnatělé stěny nepropustné pro vodu a plyny) a ochranná (zabraňuje degradaci dřeva, lignin je však rozkládán houbami „bílé hniloby“).

Figure 18.1 Overview of products of the phenylpropanoid metabolism. Cinnamic acid, formed from phenylalanine by phenylalanine ammonia lyase (PAL), is the precursor for the various phenylpropanoids. In some plants, 4-hydroxycinnamic acid is formed from tyrosine in an analogous way (not shown in the figure). An additional aromatic ring is formed either by chalcone- or stilbene synthase from three molecules of malonyl CoA.

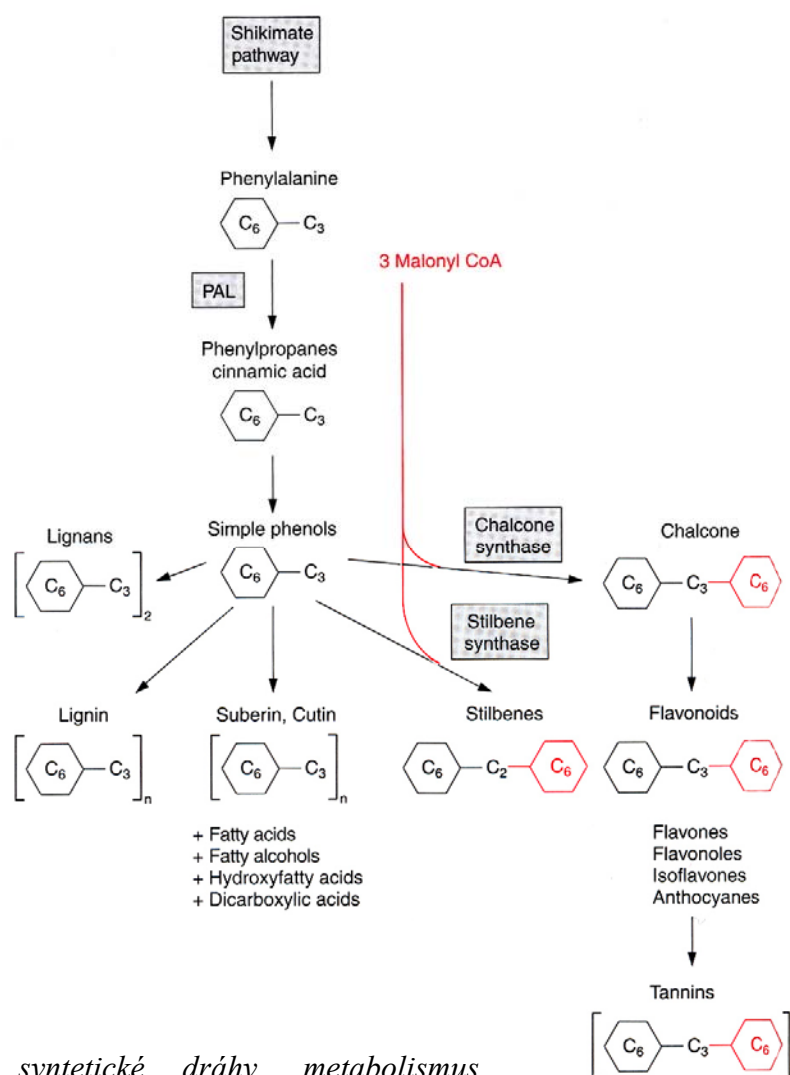
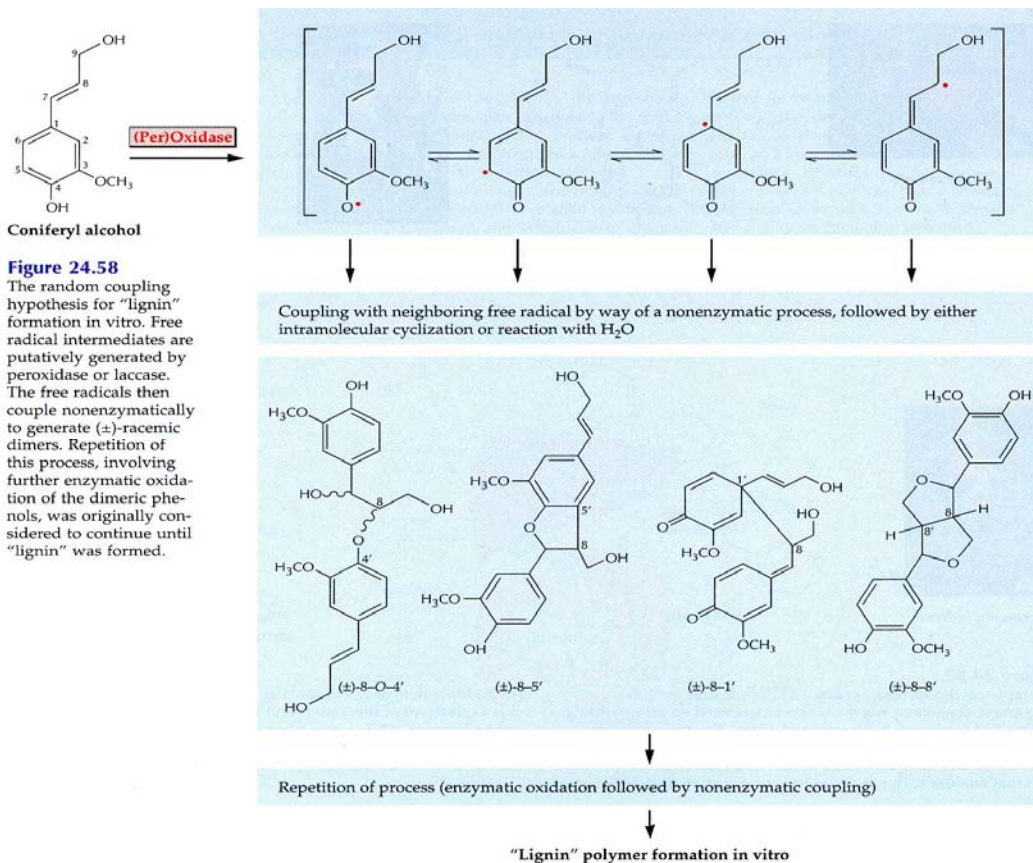
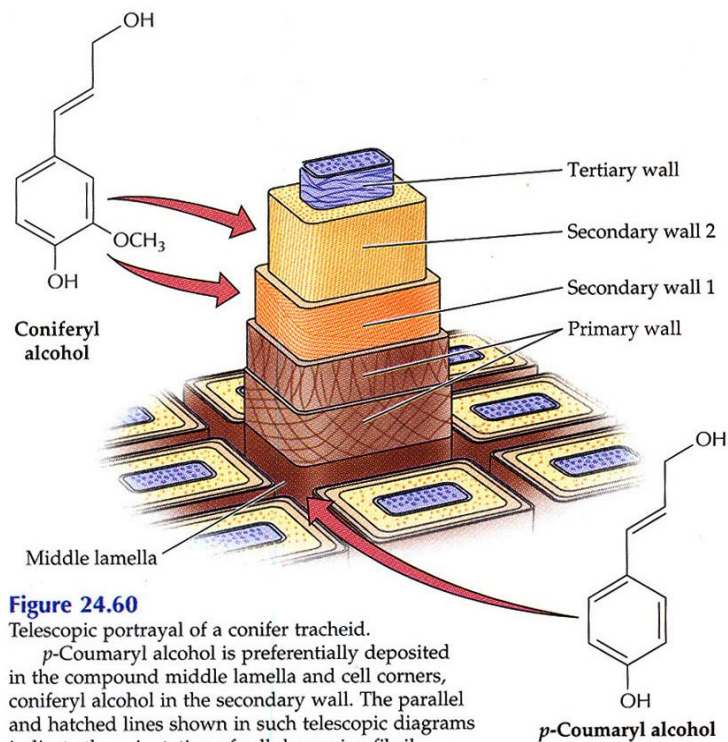


Schéma šikimátové syntetické dráhy, metabolismus fenylpropanoidů jako zdroj rozličných přírodních aromatických látek.



Hypotéza náhodného párování při tvorbě ligninu in vitro, jedná se o radikálovou reakci (per)oxidovaných monomerů bez účasti enzymů.



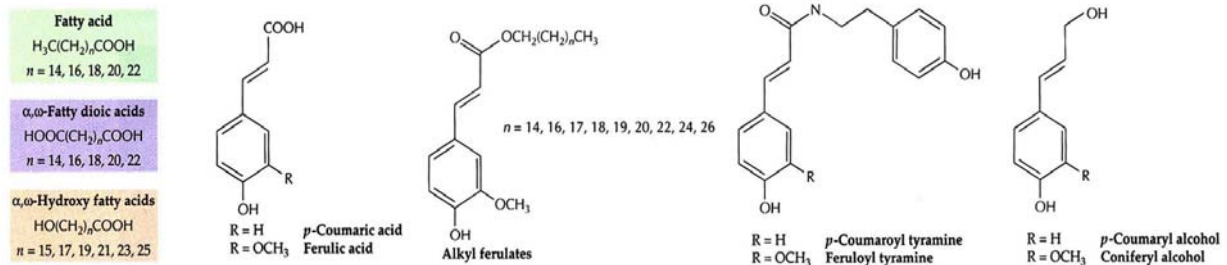
*Vrstevnatá struktura buněčné stěny tracheidy jehličnanů a odlišná kvalitativní depozice ligninu. Ve středních lamelách je větší zastoupení *p*-kumaryl alkoholu, zatímco v sekundární buněčné stěně je více koniferyl alkoholu.*

Suberin

Složení: chemicky podobný ligninu, obsahuje alifatickou i aromatickou doménu. Alifatická doména je tvořena mastnými kyselinami ($C_{14} - C_{22}$), α,ω -mastnými dikarboxylovými kyselinami ($C_{14} - C_{22}$), α,ω -hydroxymastnými kyselinami ($C_{15} - C_{25}$) a vyššími alkoholy ($C_{18} - C_{30}$). Aromatická doména je tvořena především deriváty hydroxyskořicové kyseliny, tato složka je tvořena dříve než alifatická. Složení suberinů se může v různých pletivech lišit.

Výskyt: Caspariho proužky v kořenech, felem – korek (část peridermu tj. druhotné kůry), zacelování ran (hlíza bramboru)

Funkce: izolační (nepropustný pro vodu a plyny).



Alifatické a aromatické složky suberinu.

Sporopolenin

Složení: směs polymerů obsahující dlouhé řetězce mastných kyselin, fenylypropanoidy, fenolické látky a karotenoidy, chemicky je velmi stabilní, přesná chemická struktura není známá.

Výskyt: vnější vrstva buněčné stěny spor a pylových zrn, díky jeho odolnosti se mohou stěny pylových zrn zachovat po tisíciletí v půdě, popisuje palynologie.

Funkce: ochrana před vnějším prostředím (vysychání, UV záření, chemická i mikrobiologická ochrana).

Kutin

Složení: podobný suberinu, ale menší podíl fenylypropanoidů a dikarboxylových kyselin, převažují hydroxymastné kyseliny ($C_{16} - C_{18}$).

Výskyt: souvislá vrstva (**kutikula**) na povrchových orgánech rostliny (listy, stonek).

Funkce: izolační a ochranná (zabraňuje nadměrné transpiraci a ataku patogenů).

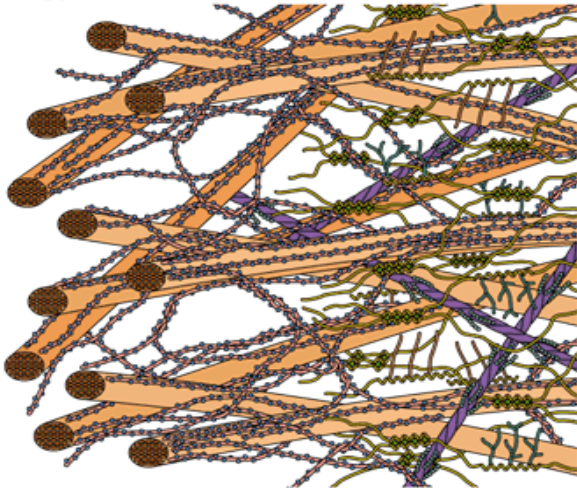
Vosky

Složení: monoestery vyšších mastných kyselin nasycených i nenasycených ($C_{24} - C_{36}$) a vyšších alkoholů jednosytných alifatických ($C_{16} - C_{36}$).

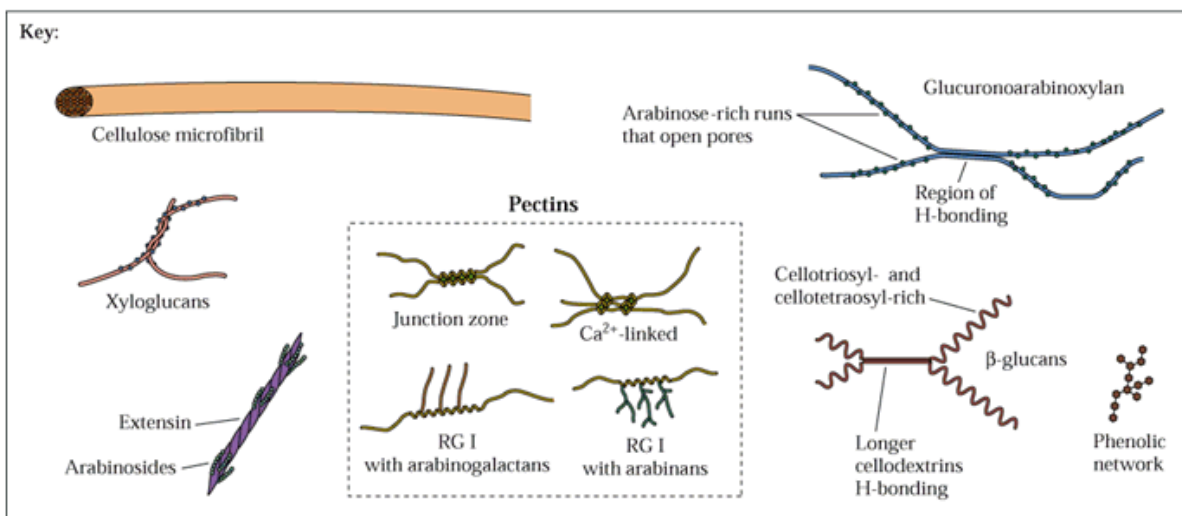
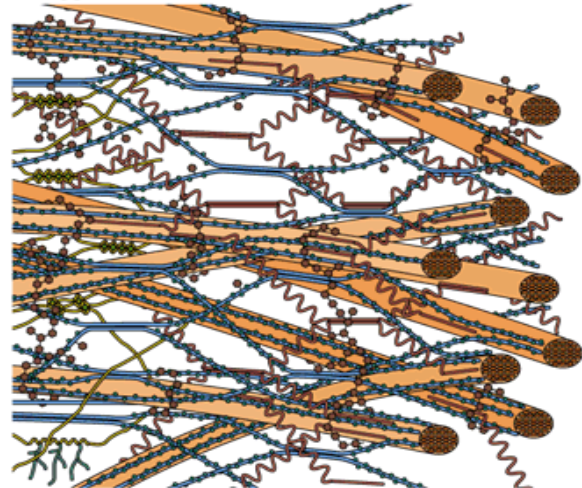
Výskyt: vnější vrstva kutikuly (listy, plody).

Funkce: izolační a ochranná.

(A) Type I wall



(B) Type II wall

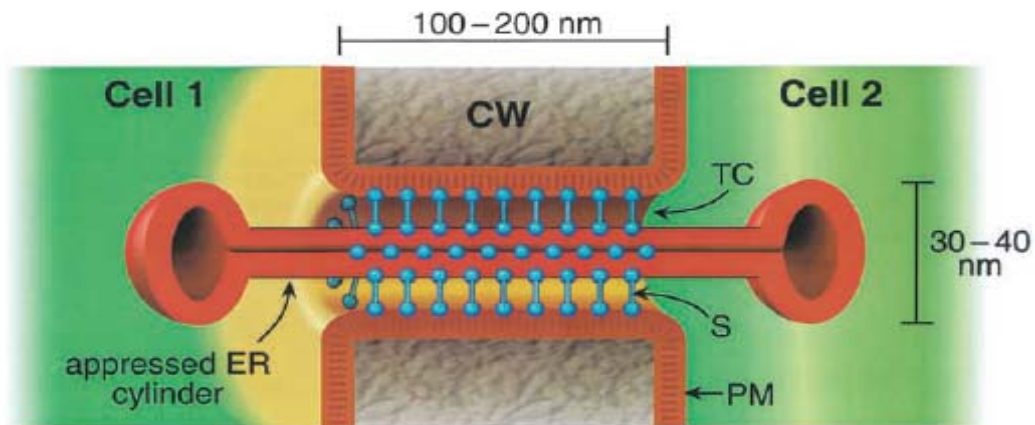


Typ I obsahuje celulózní mikrofibrily a xyloglukany uložené v matrix pektinů (homogalakturonany a rhamnogalakturonany I) a proteinů. Typ II obsahuje celulózní mikrofibrily provázané hemicelulózami zastoupené glukuronoarabino-xylany, dále pektiny a aromatické látky.

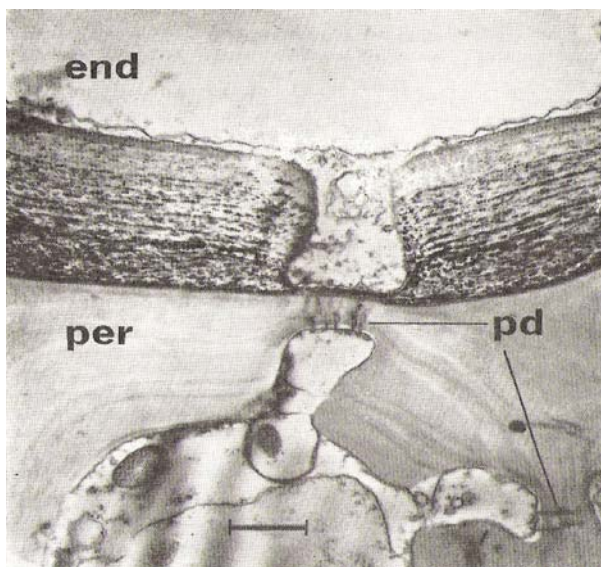
Mezibuněčné spoje

Buňky jsou navzájem strukturně a funkčně propojeny, takže vytvářejí cytoplazmatické kontinuum – **sympplast**. Toto propojení je zajištěno **plazmodesmy**, <50 nm tenkými tubulárními útvary podobnými kanálkům v buněčné stěně, kterými procházejí **desmotubuly** – výběžky endoplasmatického retikula s 5 nm v průměru propojující endomembránové systémy sousedních buněk v jeden funkční celek. Podle stupně propojení mohou vznikat v pletivech různé funkční domény (např. buňky korpusu apikálního meristému jsou navzájem více propojené než-li buňky korpusu a tuniky). Plazmodesmy (několik až několik desítek) jsou často shluklé ve **ztenčeninách primárních buněčných stěn**, které tvoří jakousi uzavírací blanku mezi buňkami. I když je tato blanka tenká a zcela propustná pro vodu, stále tvoří bariéru mezi sousedními buňkami, pouze plazmodesmy v nich uložené jsou zcela porézní. Pokud buňky druhotně tloustnou, sekundární buněčná stěna se zpravidla nevytváří v místech původních ztenčenin v primární stěně, ale dochází k depozici (apozici) materiálu sekundární buněčné stěny pouze okolo, takovýto útvar potom nazýváme **tečkou**. Na původní ztenčenině může takto vyrůst jedna nebo i více samostatných teček. Tečky v sekundární buněčné stěně se mohou tvořit i v místech bez původních primárních ztenčenin nebo naopak některé ztenčeniny

v primární buněčné stěně jsou zcela překryty sekundární stěnou. Podle jejich tvaru rozlišujeme **tečky jednoduché**, které jsou cylindrické v celém profilu, nebo **tečky dvůrkaté**, jejichž sekundární buněčná stěna tvoří kolem místa původní ztenčeniny zvláštní val s pórem uprostřed (**apertura, porus**). Na profilu dvůrkaté tečky je vidět původní ztenčeninu primární buněčné stěny (**margo**), která je uprostřed kruhovitě ztlustlá (**torus**) a vnitřní dutinu tak rozděluje na dvě komůrky. Apertura může být kruhovitá nebo eliptická až šterbinovitá. Dvůrkaté tečky mohou být na obou stranách buněčné stěny a tvoří pár - dvojtečku (spojení dvou tracheid), nebo z jedné strany je tečka jednoduchá a z druhé dvůrkatá (spojení dřevního vlákna a tracheidy). Jednoduché tečky se vyskytují u některých parenchymatických buněk, u vláken floému a sklereid, kde se mohou větvit – ramenovitě tečky. Dvůrkaté tečky se vyskytují typicky u mechanických a vodivých pletiv dřeva (dřevní vlákna, tracheidy, tracheální články), případně u extraxylemových vláken a sklereid. Dvůrkaté tečky s dobře vyvinutým torusem jsou charakteristické pro jehličnany, *Ginkgo*, Gnetales a Ophioglossaceae. Uzavírací blanka (margo) je relativně pružná a umožňuje, aby se torus za jistých fyziologických podmínek přichýlil k jedné z apertur a dvůrkatá tečka se stane nepropustnou pro vodu. Torus zcela chybí u heterogenních teček (z jedné strany dvůrkatá, z druhé strany jednoduchá tečka) mezi tracheidou a dřevním parenchymem u jehličnanů.



Model plazmodesmu spojující protoplasty sousedních buněk. CW – buněčná stěna, PM – plasmatická membrána, ER – endoplazmatické retikulum spojující endomembránové systémy sousedních buněk, v plazmodesmu tvoří úzký kanálek tzv. desmotubulus. TC – transportní kanálek, S – struktura podobná loukotím kola.



Elektronmikroskopický snímek příčného řezu buněčnými stěnami s jednoduchou tečkou - dvojtečkou, kterou prochází několik plazmodesmů (pd). Jde o rozhraní dvou buněčných vrstev v kořeni, mezi endodermis (end) a pericyklem (per), tedy rozhraní primární kůry a středního válce. Buněčné stěny jsou ztlustlé, u endodermis zřejmě lignifikovaná (elektrondensní). V endodermis se vyskytují Caspariho proužky v radiálních stěnách buněk, stěny mohou časem tloustnout za vzniku silných vnitřních tangenciálních stěn.

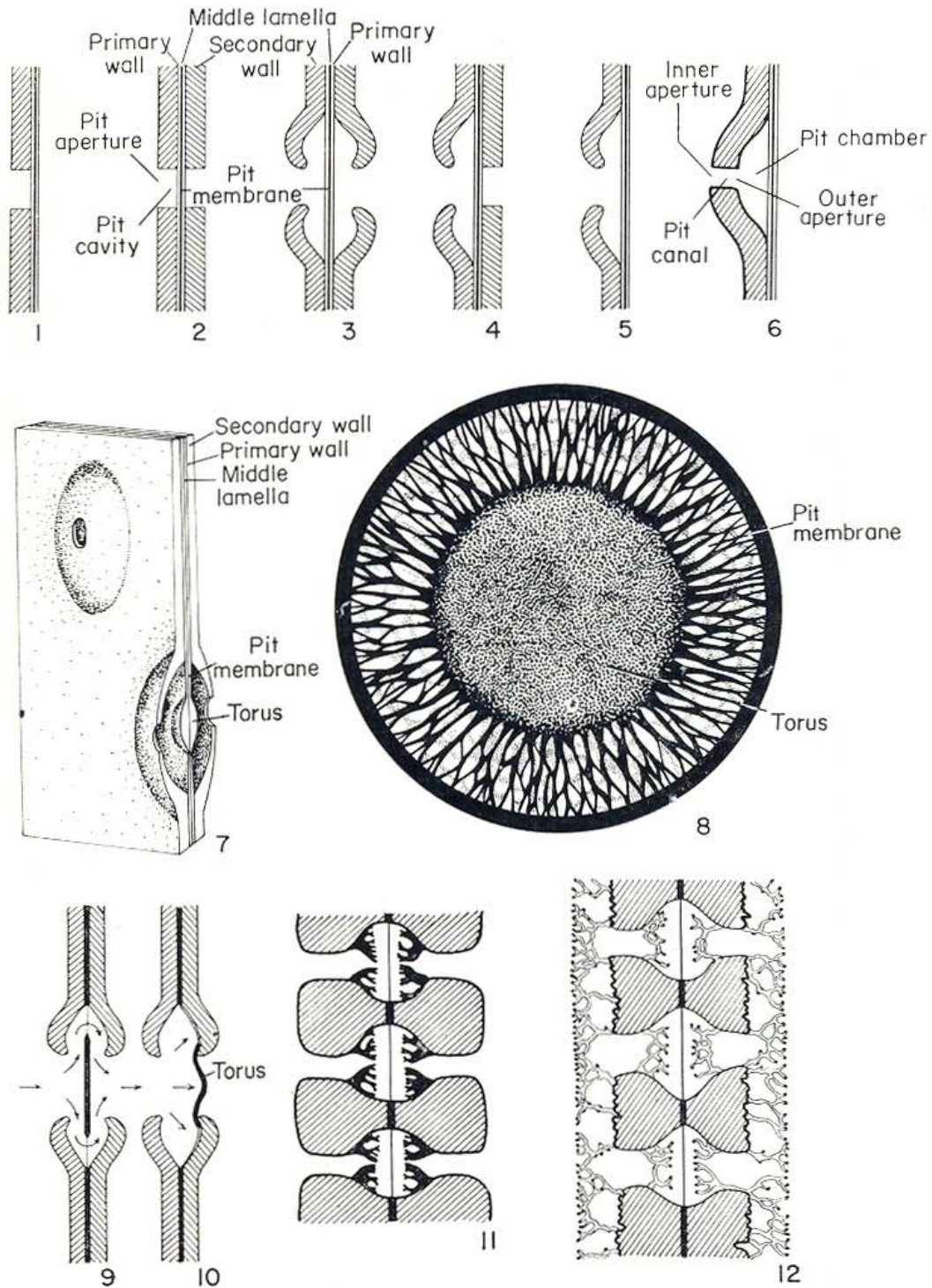
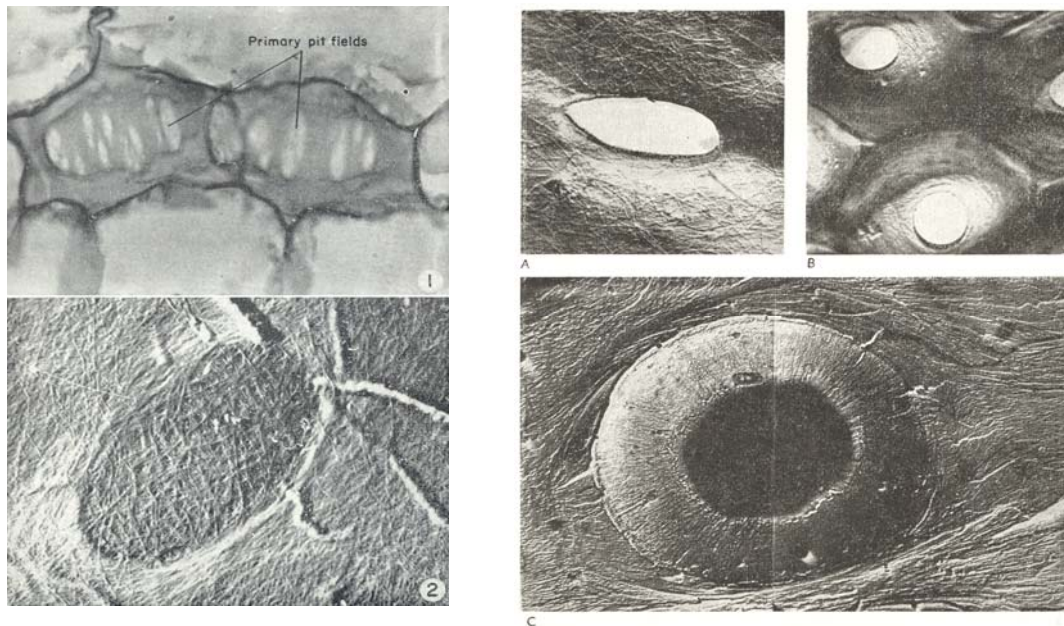
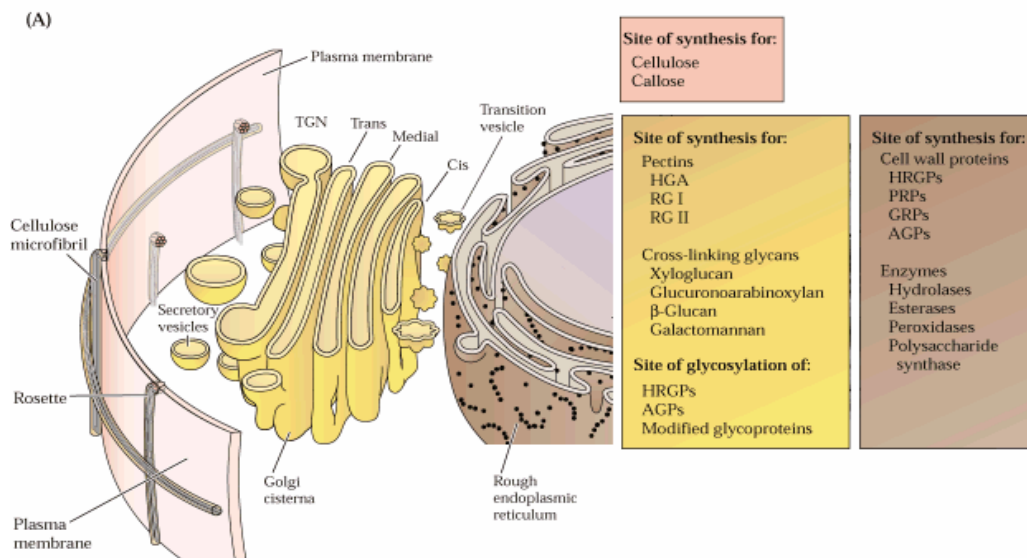


FIG. 17. Structure of pits. 1, Simple pit. 2, Simple pit-pair. 3, Bordered pit-pair. 4, Half-bordered pit-pair. 5 and 6, Bordered pits. 7, Three-dimensional diagram of a portion of the adjacent walls of two tracheids showing the structure of bordered pit-pairs. 8, Diagram of pit membrane and torus of *Pinus* showing the perforations in the membrane. 9 and 10, Longitudinal sections of bordered pit-pairs of a tracheid. Arrows indicate direction of water flow. 9, Torus and membrane in median position. 10, Torus closing one of the pit apertures. 11 and 12, Longitudinal section of the wall of adjacent vessels with vestured pits. (Nos. 8-12 after I.W. Bailey.)



(1) a (2) ztenčeniny v primární buněčné stěně (primary pit fields); (A) jednoduchá tečka v sekundární buněčné stěně; (B) a (C) dvůrkaté tečky v sekundární buněčné stěně.

Jednotlivé složky buněčné stěny jsou syntetizovány v různých subcelulárních kompartmentech. Celulóza je syntetizovaná enzymem celulosasyntasa, který je lokalizovaný v plazmatické membráně, enzym se skládá z šesti podjednotek uspořádaných do kruhu a tvoří charakteristickou rosetu. Hemicelulosa a pektiny jsou syntetizovány v cisternách Golgiho aparátu a ve vezikulech jsou dopravovány k plazmatické membráně, se kterou splývají a tak svůj obsah uvolňují do buněčné stěny (exocytóza). Stěnové proteiny jsou syntetizovány na hrubém endoplazmatickém retikulu, dále upravovány v Golgiho aparátu (glykosylace) a exocytovány do buněčné stěny.



Literatura:

- Buchanan B.B. et al. Biochemistry and Molecular Biology of Plants. ASPP. Rockville, 2000
 Essau, K. Plant Anatomy. J. Willy&Sons. New York, 1953
 Fahn, A. Plant Anatomy. Pergamon Press. Oxford, 1967
 Heldt H.W. Plant Biochemistry. Elsevier Academic Press. Amsterdam, 2005
<http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/e26/26.htm>